Révision de quelques genres et sous-genres de Liliacées bulbeuses d'après le développement de l'appareil végétatif (Scilla, Endymion, Hyacinthus),

par M. Pierre Chouard.

I. — Principes de la classification révisée.

La classification des plantes supérieures, y compris la délimitation des genres et sous-genres, repose d'habitude sur la fleur et le fruit. Une étude morphologique et biologique des Scillées [1], choisies parmi les Liliacées bulbeuses, m'a montré qu'à l'intérieur d'une tribu, les organes végétatifs doivent être pris en considération pour la définition des genres et des sous-genres, à la condition de ne pas se contenter des documents d'herbier mais d'utiliser les caractères du développement suivi sur des plantes vivantes.

Je dois beaucoup à l'obligeance de MM. les Professeurs Lecomte et D. Bois pour l'utilisation de l'herbier et des cultures du Muséum, et je suis heureux de les remercier à nouveau. Les documents du Muséum m'ont largement permis de compléter ceux que m'avaient fournis mes récoltes personnelles et celles de mes correspondants. Les ressources du service des couches, aimablement mises à ma disposition par M. C. Guinet, m'ont été particulièrement précieuses.

A. Étude des caractères tirés du développement de l'appareil végétatif.

La Germination des Scillées s'accomplit selon des types très différents que j'ai définis (*loc. cit.*, p. 143-169), et dont voici les principaux :

[1] Voir *Annales des Sciences Naturelles, Botanique*, série 10, tome XIII, pp. 131-323, où l'on trouvera l'exposé détaillé des faits de morphologie et de biologie dont l'application à la Systématique est présentée ici.

Le type plantule *Endymion nutans* a le cotylédon hypogé, blanc, mince, longuement engainant;

Le type plantule *Scilla Lilio-Hyacinthus* a le cotylédon hypogé, blanc, formant une gaine très courte et tubérisée;

Le type plantule *Scilla bifolia* a le cotylédon épigé, vert, tubérisé et très courtement engainant à la base;

Le type plantule *Scilla autumnalis* a le cotylédon épigé, vert, assez longuement engainant au-dessus de la base qui se tubérise seule.

Les Bulbes, que la plupart des ouvrages considèrent à tort comme semblables dans toute la tribu des Scillées, présentent aussi, comme je l'ai montré (*loc. cit.*, p. 171 et pp. 195-234), des types différents, définis par le mode de renouvellement des parties tubérisées, l'embrassement des écailles et la forme de leurs bords, la succession des pièces poussant chaque année sur le bulbe, etc. Chaque type bulbe correspond à un seul type plantule. Voici les principaux :

Le type bulbe *Endymion nutans* est tuniqué et à renouvellement total chaque année. Les tuniques sont coalescentes, les racines simples; le cycle foliaire de chaque année se compose de gaines embrassantes et fugaces, des feuilles et de nombreuses écailles sans limbe.

Le type bulbe *Scilla bifolia,* comme les autres types qui suivent, est écailleux, à écailles libres entre elles, à renouvellement progressif en plusieurs années. Les écailles sont moyennement embrassantes, à bords droits; les racines simples et annuelles; le cycle foliaire se compose de feuilles et d'une proportion élevée d'écailles sans limbe. Les hampes florifères sont décombantes après la floraison.

Le type bulbe *Scilla autumnalis* a des écailles très embrassantes. Le cycle foliaire se compose de gaines fugaces, des feuilles et d'une écaille sans limbe. Les racines sont vivaces et ramifiées, les hampes raides.

Chez *Scilla Lilio-Hyacinthus* et les autres espèces qui avaient des plantules semblables à la sienne, les bulbes, bien qu'assez différents entre eux, ont en commun l'absence de toute gaine, le petit nombre des écailles sans limbe, les racines vivaces et ramifiées, la présence d'une petite bractée intrabulbaire à la base des hampes florales qui sont raides.

Et il existe d'autres types de bulbes rattachés à *Ornithogalum umbellatum, O. nutans, O. pyrenaicum, Scilla peruviana, Hyacinthus orientalis,* etc.

Enfin, j'ai pu trouver dans les PHÉNOMÈNES DE CROISSANCE

(*loc. cit.*, p. 235-269) des modalités spécifiques groupées par types.

C'est par exemple le BOURGEONNEMENT qui se traduit par la production des caïeux externes, de caïeux internes, ou d'une division du bulbe à son centre.

C'est encore la RÉGÉNÉRATION qui se produit, après un traumatisme, soit seulement sur les écailles bien tubérisées, soit dans les gouttières entre les tuniques coalescentes par la base, soit seulement sur les limbes verts des feuilles. Ce dernier cas, très intéressant, permet, pour les *Endymion* en particulier, une facile multiplication végétative qui gagne un an sur la multiplication par graines et évite la fragmentation du bulbe principal. Il permet en outre toute une série d'expériences sur la tubérisation et la différenciation des tissus.

C'est enfin la RÉPARTITION DES POIDS DES ÉCAILLES SUR LES BULBES qui se traduit pour chaque espèce par une courbe caractéristique qu'on obtient en pesant une à une chaque écaille, et en portant les poids en fonction du rang sur un graphique. C'est un caractère de topographie des masses qui exprime globalement le résultat de toute la croissance et présente la même valeur qu'un caractère spécifique de morphologie externe.

B. VALEUR RÉDUITE DES CARACTÈRES FLORAUX UTILISÉS JUSQU'ICI.

Dans le cas des Liliacées, et plus particulièrement des Scillées, il est à remarquer que si les espèces sont en général bien définies, les attributions génériques sont beaucoup plus indécises.

Le type de structure florale est en effet le même dans toute la tribu. Le fruit et la graine sont également assez semblables. Certains auteurs ont justement distingué les espèces à graines plates et celles à graines globuleuses. Mais si l'on se limite à un seul de ces deux groupes, celui des Scillées à graines rondes que j'ai envisagées, *l'appareil reproducteur, très homogène, ne peut fournir que des différences assez minimes.*

Chaque auteur prend donc, selon son sentiment, tel ou tel caractère floral comme arbitrairement prépondérant. On a utilisé d'ordinaire la forme du périanthe, l'insertion des étamines, le nombre des ovules par loge. J.-G. Baker mettait les deux premiers en tête, mais Salisbury leur préférait le dernier. Or, ni les uns ni les autre n'ont de valeur suffisante pour délimiter les genres comme on l'a prétendu.

En effet, pour le périanthe, par exemple, *Endymion campanulatus* Parl. et *E. patulus* Dum. extrêmement voisins, ont entre eux plus de différence dans l'étalement de la corolle qu'il y en a

entre *E. patulus* et *Scilla sibirica* Andr. ou *italica* L., placés cependant dans des genres différents sur ce seul motif.

Pour les filets, on voit *Endymion nutans* portant les 6 étamines insérées au-dessus de la base des segments, alors qu'*E. campanulatus* en a 3 seulement insérées de même, les 3 autres étant vers la base; et, pour *Scilla italica*, toutes sont insérées à la base.

Ou encore, les graines sont nombreuses dans chaque loge chez *Scilla lingulata* Poir., mais seulement par 2 chez *S. italica;* pourtant ces espèces sont extrêmement voisines par tout le reste des caractères et il serait vain de les séparer en deux genres distincts sur cette seule raison.

En résumé, les anciens caractères floraux, assez superficiels, sont, ou bien mal tranchés, passant progressivement d'un aspect à l'aspect le plus opposé, ou bien disparates, jamais concomitants, ne formant jamais d'ensembles caractéristiques capables d'imposer la réunion incontestable des espèces qui les présentent en un même genre bien défini.

C. Valeur plus importante des caractères tirés du développement de l'appareil végétatif.

Au contraire, les caractères que j'introduis permettront d'établir des coupures génériques bien étayées.

Ce sont des caractères bien tranchés, nets, sans intermédiaires, du moins parmi la tribu étudiée. Ainsi les plantules sont hypogées ou épigées, à cotylédon en forme de gaine mince, ou à cotylédon courtement engainant et tubérisé; les bulbes sont tuniqués ou écailleux, les écailles à bords droits ou à bords obliques, etc.; les bulbes ont des gaines minces et fugaces, ou ils n'en ont pas. Même les caractères biologiques donnent encore des désignations précises : courbes de répartition pondérale à 1 maximum par cycle, à 2 maxima, à une seule région de maximum en tout; régénérations possibles sur feuilles vertes ou impossibles, etc.

De plus, ce sont des caractères nombreux et corrélatifs les uns des autres tels qu'un seul d'entre eux est toujours concomitant avec la même série d'autres caractères. Un exemple remarquable de ces corrélations est celui du lien entre la forme engainante du cotylédon et la présence de gaines au début du cycle foliaire du bulbe adulte; jusqu'ici, je ne lui connais pas d'exceptions. Ou bien encore, pour les Scillées, c'est la corrélation entre bulbes à renouvellement annuel total et bulbes tuniqués qui est absolument constante. De même, ces derniers bulbes sont constamment, chez les Scilles, les plus aptes à la régénération sur feuilles vertes.

Il résulte de ces corrélations que l'on peut définir des TYPES DE DÉVELOPPEMENT DE L'APPAREIL VÉGÉTATIF valables pour plusieurs espèces, définis par une série de caractères très différents et cependant liés entre eux.

Je suis donc fondé à remanier le groupement des espèces chez les Scillées en premier lieu d'après ces types de développement. Les caractères floraux peuvent être utilisés, mais je ne les fais intervenir qu'en second rang.

La nouvelle classification utilise ainsi et résume toutes nos connaissances sur les espèces envisagées. De plus, elle reçoit une remarquable confirmation par les données de la répartition géographique. En effet j'ai montré (1) que chaque nouveau genre ou sous-genre a une aire de distribution beaucoup plus restreinte et mieux délimitée que dans l'ancienne classification où aucune unité phytogéographique n'apparaissait.

* * *

II. — Application à l'ancien genre « Scilla » L., BAK.

J'ai pu étudier un bon nombre des espèces européennes et nord-africaines du genre *Scilla*. Dans ce domaine; il comprenait, d'après Baker, 2 sections : *Euscilla* Bak. et *Endymion* (Dum.) Bak., ce dernier pris souvent comme genre par les auteurs français.

Dans la limite des espèces étudiées, je suis amené, par les considérations précédemment énoncées, à établir :

1° Un genre *Endymion* [Dum., extens. Nob.] absolument distinct de *Scilla* et comprenant, avec les anciens *Endymion* Dum., une série d'espèces rattachées à tort à *Euscilla* Bak.

2° Un genre *Scilla* [L., Bak., emend. Nob.] expurgé et révisé, comprenant plusieurs sous-genres parmi lesquels je puis en définir déjà quelques-uns.

Voici les diagnoses complètes de ces genres et sous-genres, avec l'énumération des espèces attribuées et la répartition géographique.

Genus ENDYMION, Dumortier, 1827; extens. Nob.

Semina globosa. — Plantula cotyledone hypogœo, tenue, longa vagina involvente. — Bulbus omnino se renovans quotannis; bulbus tunicatus, tunicis coalescentibus. — Series annua foliorum initio vaginas tenues, amplectentes et fugaces, ultimo multas squamas sine limbo exhibens. — Radices annuæ, simplices. — Scapi rigidi. —

(1) Voir 1930, C. R. sommaires de la Soc. de Biogéogr., 7e année, n° 58, p. 69.

Bracteæ binæ, coloratæ. — Perianthium 6 segmentis liberis, æqualibus, uninervatis, patentibus vel conniventibus, cæruleis, roseis, albisve. Staminum filamenta sæpe supra segmentorum basim adhærentia. — Sæpissime deficit amylum; cum invenitur, granulis tenuissimis componitur. — Non sunt veri bulbilli (Caïeux), *sed regeneratio et gemmatio frequentes in imis colliciis inter tunicas coalescentes; regeneratio in viridibus foliis facilis. — Maximam mensuram maximum pondus tunicæ foliiferæ exteræ præbent.*

SUBGENUS 1 : HYLOMENES Nob [Salisbury, 1866, *pro genere*], = ENDYMION Dum. *sensu stricto.*

Tunicæ e basi ad mediam partem coalescentes. — Radices tunicas transfigentes e basi usque ad mediam partem. — 3 vel 6 filamenta supra segmentorum basim adhærentia. — Perianthium plus minus campanulatum. — Amylum semper deficit.

E. nutans Dum., *E. campanulatus* Parl., et les espèces ou races voisines : *E. patulus* Dum., *E. cernuus* Dum., *E. Cedretorum* Pomel, etc.
Europe occidentale (Angleterre, Pays-Bas, Belgique, France principalement atlantique, Péninsule ibérique, Italie centrale et septentrionale, Istrie); moitié occidentale de l'Afrique du Nord (principalement Alger et Maroc).

SUBGENUS 2 : SOMERA Nob. [*pro parte,* Salisb., 1866, *pro genere*]. = *pro parte* EUSCILLA Bak. non Nob.

Tunicæ minus coalescentes. — Radices in basi tunicas transfigentes, vel a latere et in inferiore parte. — Filamenta in basi segmentorum adhærentia. — Perianthii segmenta patentia. — Aliquando invenitur amylum, tenuissimis granulis componitur.

E. italicus (L.) Nob., *E. Aristidis* (Coss.) Nob., *E. kabylicus* (Chab.) Nob., *E. lingulatus* (Poir.) Nob., *E. vincentinus* (Link et Hoffm.) Nob.
Europe méditerranéenne occidentale (Ligurie, Alpes-Maritimes, Provence, Péninsule ibérique); moitié occidentale de l'Afrique du Nord (des confins de la Tunisie au Maroc).

GENERA ENDYMIONIS AFFINIA : CAMASSIA et BRIMEURA.

Genus CAMASSIA, Lindl., 1832. (Cf. § 3, p. 165).

Sicut descriptio Endymionis, præter :

Plantulæ folii limbus subspathulatus; plantula cotyledone vere hypogœo, sed semine paululum epigœo. — Nullum amylum. — Bracteæ simplices, multinervatæ. — Perianthium segmentis multinervatis. — Stamina adhærentia basi segmentorum.

4 à 8 espèces. — Amérique du Nord.

Genus BRIMEURA, Salisb., Nob. — Cf. p. 166.

Genus SCILLA, L., 1737; Baker, 1870; emend. Nob.

Semina globosa. — Quot subgenera, tot plantularum figuræ. — Bulbus paulatim se renovans per plures annos; squamosus cum adultus est, squamis liberis (præter nonnullas species subgeneris LEDEBOURIÆ Bak., *Africæ australis, hic non consideratas, haud dubie in modum generis habendas). — Sæpissime nulla vagina (apud* PROSPERO *sunt vaginæ, sed nullæ bracteæ). — Bracteæ nullæ, vel obsoletæ, vel simplices elongatæ; rarissime binæ, tunc brevissimæ. — Perianthium* 6 *segmentis patentibus vel basi conniventibus, cæruleum, roseum, vel album, nunquam viride. Staminum filamenta in basi segmentorum adhærentia. — Amylum granis crassis compositum invenitur; nonnunquam deficit per florescentiam.*

Sunt plurima subgenera bene distincta. Inter species observatas (omnes subgeneris EUSCILLÆ Bak., non Nob.) *sequentia subgenera secrevi :*

SUBGENUS 1 : EUSCILLA Nob. (non Baker).

Plantula cotyledone hypogæo, brevissima vagina involvente, basi tuberosa. Germinatio haud celeris. — Series annua foliorum nullam vaginam, ultimo multas squamas sine limbo exhibens (1-2 *squamas sine limbo pro* 2 *squamis foliiferis). — Squamæ modice amplectentes, margine recta. Paucæ sunt siccæ exteræ squamæ. — Radices annuæ, simplices. — Scapi deflexi post flores. — Bracteæ nullæ vel obsoletæ. — Flores vernales præcocissimæ. — Bulbilli interni frequentes. — Viridia folia regenerare bulbillos non possunt. — Diagramma distributionis ponderum squamarum seriem maximorum et minimorum crescentem ab apice ad peripheriam exhibens; unum maximum pro una squamarum serie annua.*

S. bifolia L., *S. amœna* L., *S. sibirica* Andr., *S. cilicica* Siehe, et probablement *S. puschkinioides* Regel, *S. messeniaca* Boiss., etc.
Orient (Asie mineure, Caucase, Perse, Turkestan); Europe orientale et méridionale (Grèce, Russie méridionale, Europe centrale, Italie, Balkans, France non atlantique, Espagne septentrionale).

GENERA EUSCILLÆ AFFINIA. (Cf. § 2, p. 165).

Genera CHIONODOXA, Boiss., 1844; *et* **PUSCHKINIA**, Adams, 1805.

Addenda est descriptioni auctorum descriptio subgeneris EUSCILLÆ Nob. non Bak., *omnino idonea generibus* CHIONODOXÆ *et* PUSCHKINIÆ.

Orient (Asie Mineure, Caucase, Turkestan, Perse, Afghanistan); Crète.

SUBGENUS 2 : (*præjudiciale*) PETRANTHE, Nob. [*pro parte*, Salisbury, 1866, *pro genere*].

N. B. : *Subgenus Petranthe fortasse discerpendum erit.*

Plantula cotyledone hypogœo, brevissima vagina involvente, omnino tuberoso. Germinatio haud celeris. — Series annua foliorum nullam vaginam, ultimo 0 vel 1 squamam sine limbò exhibens. — Bractea intra bulbum in basi scapi, modo tuberosa, modo exigua. — Radices ramosæ, biennes vel perennes. — Scapi rigidi. — Bracteæ simplices, plus minus elongatæ. — Flores vernales, non præcoces. — Bulbilli interni frequentes. — Diagramma distributionis ponderum squamarum nullum maximum in constante situ exhibens.

3 *typi :* TYPUS « LILIO-HYACINTHUS ». — *Squamæ hiantes, margine obliqua, tenuata. — Discus cylindricus, non hemisphericus. — Bracteæ elongatæ.*

S. Lilio-Hyacinthus L.

France centrale, Pyrénées, Espagne centrale et occidentale.

TYPUS « PRATENSIS ». — *Squamæ adpressæ, nervatæ. — Folia subrigida. — Bracteæ breviores, interdum pœne bifidæ.*

S. pratensis Waldst. et Kit. (et peut-être (?) *S. Berthelotii* Webb. et *S. hæmorroidalis* Webb.)

Dalmatie, Croatie. — (Canaries, Afrique occidentale?).

TYPUS « VERNA ». — *Squamæ adpressæ, margine recta. Siccæ exteræ squamæ haud nullæ. — Bracteæ elongatæ, simplices. — Viridia folia bulbillos facile regenerant.*

S. verna Huds, — et probablement *S. odorata* Link, *S. monophyllos* Link, *S. lusitanica* L.

Europe atlantique (Faer-Œr, Angleterre, France occidentale, Portugal, Espagne occidentale et australe); Maroc.

SUBGENUS 3 : BASALTOGETON, Nob. [Salisb., 1866, *pro genere*] = *genus* CALOSCILLA, Jord. et F., 1868.

Discus maximus, eminens, longe perennis in rhizomate ramoso. Bulbus maximus. — Series annua foliorum nullam vaginam, ultimo 1 squamam sine limbo exhibens. — Squamæ exteræ margine obliqua et tenuata. — Multæ tenuissimæ bracteæ intra bulbum in basi scaporum. — Radices perennes, ramosæ, infime disco insertæ. — Scapi robusti, rigidi ; ubi 2-4 in eodem bulbo sunt, condensato racemo, non cymà, dispositi. — Inflorescentia corymbo magno, bracteis simplicibus elongatis. — Bulbilli exteri et interni frequentes. Bulbus apice sæpe bipartitur. — Viridia folia bulbillos haud facile regenerant ; folia longe per annum manentia. — Diagramma distributionis ponderum squamarum 2 maxima pro quacumque serie annua squamarum exhibens ; pondera maxima squamarum seriei externæ sæpe > seriei internæ.

S. peruviana L. et *var.*; et très probablement *S. Cupani* Guss. et *S. villosa* Desf.

Méditerrannée occidentale (Espagne et Portugal, Afrique du Nord française, Corse, Sardaigne, Sicile).

SUBGENUS 4 : PROSPERO, Nob. [*pro parte* Salisb., 1866, *pro genere*].

Plantula cotyledone epigœo, cum vaginâ cotyledonare elongatâ, basi tuberosâ. Germinatio celeris. — Series annua foliorum primum vaginas roseas vel rufas, fugaces, flores et folia præcedentes, ultimo 1 squamam sine limbo exhibens. — Squamæ valde amplectentes, margine recta. — Multæ squamæ siccæ exteræ. — Radices biennes, ramosæ. — Scapi rigidi, sæpe extra foliorum viridium amplexum. — Flores autumnales, sæpe folia præcedentes. — Bracteæ nullæ vel obsoletæ. — 1-2 semina in loculo. — Bulbilli rarissimi. — Diagramma distributionis ponderum squamarum regionem maximam in media parte bulbi exhibens.

S. autumnalis L., *S. obtusifolia* Poir., et *var.*; et probablement *S. Hanburii* Bak., *S. Holzmannia* Boiss. — *S. numidica* Poir. paraît s'en rapprocher.

Tout le pourtour méditerranéen, depuis la côte d'Asie mineure jusqu'à la Péninsule ibérique. Remonte le long de la côte atlantique d'Europe et en France jusqu'à l'Alsace.

N. B. — Il reste quelques Scilles méditerranéennes et orientales, et surtout les espèces sud-africaines, non classées parmi ces diagnoses, faute d'avoir pu en obtenir des échantillons vivants.

(*A suivre*).